BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

3e série, n° 45, mai-juin 1972, Botanique 1

Le pollen et la systématique du genre *Sideritis* L. (Labiatae)

par Kim-Lang Huynh *

Abstract. — A pollen morphological study of 88 species of *Sideritis* has been performed. Three pollen types have been found. Each taxonomic group shows uniformly a single pollen type. A new section has been created.

SOMMAIRE

Introduction 2

Matériel 2

I. Morphologie générale du pollen 3

Généralités 3

A. — Arrangement dans la tétrade du pollen tétracolpé de la section *Sideritis* 3

B. — Principaux types de pollen 5

1. Le type tricolpé 5
2. Le type tétracolpé 7
3. Le type 6-pantocolpé 7

II. Étude monographique 8

Généralités 8

1. Section *Hesiodia* (Moench) Bth. 9
2. Section *Burgsdorffia* (Moench) Briq. 9
3. Section *Sideritis* 9
4. Section *Empedoclea* (Raf.) Bth. 10
5. Section *Empedocleopsis* Huynh, sect. nov. 12
6. Section *Marrubiastrum* (Moench) Bth. 12

III. Considérations générales 13

A. — Considérations taxonomiques à la lumière des données polliniques 13

B. — Phylogenèse du genre *Sideritis* et données polliniques 14

1. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données macroscopiques et phytogéographiques 14
2. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données polliniques et palynogéographiques 17
3. Conclusion 19

Références bibliographiques 25

Liste des taxa 27

* *Université de Neuchâtel, Faculté des Sciences, Institut de Botanique, 2000 Neuchâtel 7, Suisse.*

INTRODUCTION

Le genre *Sideritis*, formé de quelque cent trente espèces dont la plupart se confinent dans les régions méditerranéennes (y compris les îles Canaries et l'île Madère), rassemble cinq groupes taxonomiques qui ont été considérés plus ou moins comme des genres distincts : les genres *Sideritis* s. str. (= section *Eusideritis* Bth.), *Hesiodia* Moench, *Burgsdorffia* Moench, *Empedoclia* Raf. (= section *Empedoclea* Bth.) et *Leucophae* Webb (= section *Marrubiastrum* Bth.). C'est dire que le genre *Sideritis* possède une différenciation morphologique très poussée.

Le pollen du genre *Sideritis* a été étudié par El-Gazzar et Watson (1968) et surtout par Risch (1956) qui a étendu ses investigations à quelque quarante espèces. Sans avoir utilisé la méthode d'acétolyse, Risch a pu identifier les trois types de pollen de ce genre. Néanmoins, le type 6-pantocolpé que cet auteur appelle le « type *Sideritis-cretica* » (p. 619) semble n'avoir pas reçu une description satisfaisante.

Le présent travail vise surtout à établir des corrélations entre la différenciation morphologique du pollen et la différenciation macroscopique du genre *Sideritis*.

Matériel

Le matériel pollinifère étudié (d'après la méthode d'acétolyse) dans ce travail provient des herbiers du Conservatoire botanique de Genève (directeur : Professeur J. Miège), de l'Université de Neuchâtel (directeur : Professeur C. Favarger ; Professeur C. Terrier), des Royal Botanic Gardens, Kew (directeur : Sir G. Taylor ; Dr. J. P. M. Brenan) et de l'Université de Zürich (directeur : Professeur C. D. K. Cook ; Dr. I. de Mendoza-Heuer). De tous ces matériels, celui provenant de Genève est le plus important. En outre, des échantillons relatifs à *S. gomeraea* nous ont été cordialement prêtés par le Professeur Miège.

I. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU POLLEN

Généralités

Le pollen du genre *Sideritis* est un pollen euréticulé. Le réticulum est formé de mailles très réduites, de l'ordre de 0,8 × 0,8 µ généralement. Chez un certain nombre d'espèces, les mailles du réticulum sont très visibles ; elles peuvent même atteindre 2,5 × 2,5 µ chez *S. montana* et *S. remota*. Les dimensions du pollen varient très peu dans l'ensemble du genre. Un grain de 32 × 30 µ peut être considéré comme le cas moyen.

L'aperture présente une structure simple, n'étant formée que par un simple sillon pratiqué dans le sporoderme. Dans le cas où il est long (pollens tricolpé et tétracolpé), ce sillon est largement ouvert. Il affecte par contre la forme d'une fente étroite s'il est court (pollen 6-pantocolpé).

Le présent chapitre ne traite que partiellement de la morphologie générale du pollen de ce genre. Il en vise quelques côtés nécessaires à la compréhension de ce qui suit.

A. — Arrangement dans la tétrade du pollen tétracolpé de la section Sideritis

Le pollen tétracolpé de la section *Sideritis* présente simultanément, sur un même échantillon ou sur une même petite parcelle d'anthère, deux types de grains totalement différents suivant la disposition des apertures sur l'équateur qui affecte dans les deux cas la forme d'un carré. Sur le premier, les apertures sont situées aux sommets de ce carré (fig. 7b). Sur le deuxième, qui groupe la majorité des grains de pollen, elles se trouvent aux points médians des côtés de ce carré (fig. 7).

L'arrangement dans la tétrade du premier type de grains a été prévu par nous avec certitude. Car la forme de son équateur et la disposition de ses apertures sont identiques à celles qui leur correspondent sur le pollen tétraaperturé de plusieurs autres espèces de Dicotylédones déjà étudiées par nous, en particulier *Impatiens hawkeri* (Huynh, 1968*a* : 166). Chez cette Balsamine, les deux microspores d'un couple de microspores-sœurs dirigent, dans la tétrade, l'une vers l'autre, deux apertures à la fois, en d'autres termes un côté du carré qui représente leur équateur. (La figure 1 peut donner une idée de cet arrangement.)

Par contre, le deuxième type de grains nous a paru devoir s'arranger d'une tout autre façon. A en juger par la forme de sa vue polaire (fig. 7) et en vertu de la « loi du plus petit espace » déjà bien établie (Huynh, 1968*a* : 173) qui régit le phénomène de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes, un tel grain de pollen devrait orienter aussi vers son grain-frère (c'est-à-dire issu comme lui d'une même division homéotypique) un côté du carré qui représente son équateur. Cependant, les apertures étant situées aux points médians des côtés de ce carré, les deux microspores d'un couple de microspores-sœurs devraient orienter, dans la tétrade, l'une vers l'autre, non pas deux apertures comme

dans le cas précédent, mais une seule aperture. (Pour avoir une idée de cet arrangement, il suffit de transposer par imagination le carré de la figure 7 sur chacun des rectangles — qui représentent les microspores — de la figure 1, de manière à ce que les côtés de ce carré soient parallèles à ceux de chacun de ces rectangles.)

Ce raisonnement nous a conduit à supposer l'existence simultanée de deux types d'arrangement dans la tétrade, diamétralement opposés chez les espèces de la section *Sideritis*, à moins qu'il n'y ait un phénomène secondaire qui transforme l'équateur des microspores au cours de leur maturation.

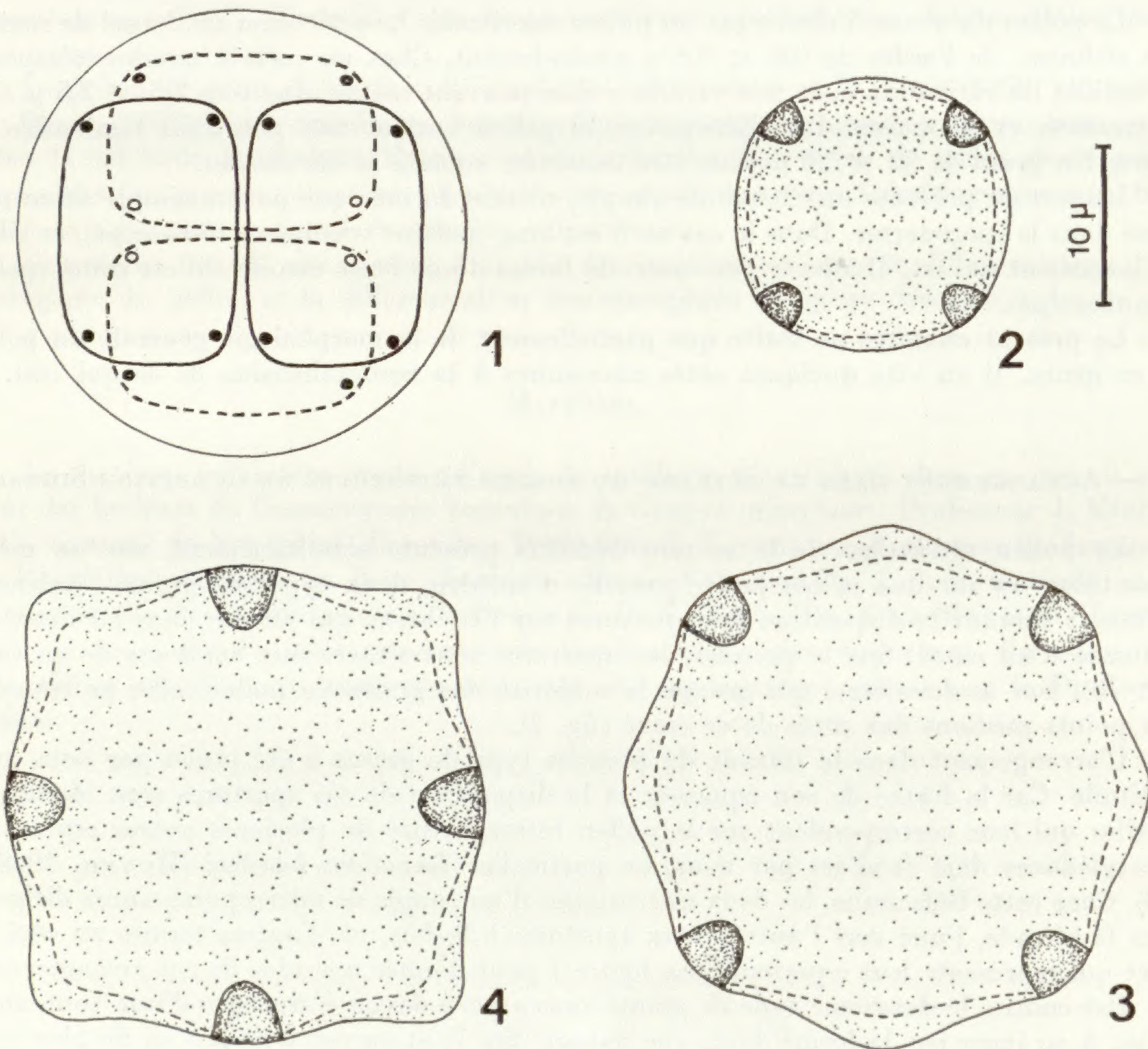


Fig. 1-4. — Le genre *Sideritis* L.

1, *S. hyssopifolia* : une tétrade postméiotique (les points noirs ou blancs marquent les points d'in tersection entre les apertures et l'équateur de la jeune microspore) ; 2, vue polaire d'une jeune microspore de la tétrade portée par la figure 1 (la ligne en pointillé qui court plus ou moins parallèlement au pourtour de la figure indique la limite intérieure de l'exine ; cette remarque est valable aussi pour les figures suivantes) ; 3 et 4, même espèce, deux grains de pollen représentés en vue polaire (réticulum non représenté).

C'est pour vérifier cette supposition qu'une étude à ce point de vue a été faite chez *S. hyssopifolia*. La méthode est la même que celle déjà utilisée dans notre travail de 1969*c* : squash léger d'anthères fraîches dans un mélange de rouge congo et d'hydrazide maléique technique pour en faire sortir des tétrades de microspores. Ce mélange (STAINIER *et al.*, 1967), une fois de plus, s'est révélé très favorable à ce genre d'étude : par son action sélective sur l'exine des microspores, il permet de repérer facilement leurs apertures qui restent incolores ou se colorent très peu. Plus les microspores sont avancées, plus leur exine est intensément colorée ; par conséquent plus leurs apertures sont faciles à repérer.

Au cours du développement des microspores dans la tétrade postméïotique, les apertures deviennent de plus en plus visibles. Cependant, c'est vers la fin du stade de tétrade postméïotique que la visibilité des apertures devient optimale ; de plus, les microspores présentent alors un aspect turgescent, ce qui permet de situer fidèlement les apertures.

A cette étape du stade de tétrade postméïotique, les microspores ont un équateur en forme de carré dont les apertures occupent toujours les sommets (fig. 2). Un très grand nombre de tétrades favorables ont été observées. Sur ces tétrades (fig. 1), les microspores sont réparties en deux couples situées à deux niveaux différents par rapport à l'observateur. Les microspores partenaires de chaque couple sont symétriques l'une avec l'autre par rapport au diaphragme commun qui les sépare. Elles orientent en outre l'une vers l'autre toujours deux apertures à la fois. En somme, ce sont des figures de tétrades postméiotiques semblables à celles qui ont été observées chez *Impatiens hawkeri*. L'arrangement du pollen de *S. hyssopifolia* dans la tétrade est donc exactement le même que celui de la Balsamine.

Cependant, au stade de microspores libres, on assiste à une transformation spectaculaire de l'équateur des microspores. Cette transformation est définitive. Il en résulte qu'au stade de pollen mûr, seule une faible proportion de grains garde encore la forme équatoriale relevée au stade de tétrade postméïotique (fig. 2), tandis que la très grande majorité d'entre eux présentent un équateur tout à fait différent (fig. 4). Celui-ci, en effet, prend l'aspect d'un carré où les apertures sont situées, non pas aux sommets, mais bien aux points médians des côtés de ce carré. Un très faible pourcentage de grains intermédiaires entre ces deux catégories a été également relevé : l'équateur y ressemble à un octogone régulier (fig. 3).

Remarque. Il est certain que le mode d'arrangement dans la tétrade observé chez *S. hyssopifolia* est aussi de règle chez toutes les espèces du genre *Sideritis* qui possèdent aussi un pollen tétracolpé. Cependant, à en juger par le pollen mûr de ces espèces, il paraît évident que la transformation spectaculaire de l'équateur au stade de microspores libres ne se produit de façon massive que chez celles appartenant à la section *Sideritis*.

B. — PRINCIPAUX TYPES DE POLLEN

1. **Le type tricolpé**

Ce type de pollen (fig. 5 et 6) est caractérisé par trois apertures méridiennes simples, de même longueur et divisant plus ou moins régulièrement l'équateur du pollen. Le type

tricolpé peut être subdivisé en deux sous-types très nettement distincts. Le premier, qu'on peut appeler le « type Montana », s'observe exclusivement chez *S. montana* et *S. remota.* Il est caractérisé par un réticulum dont les parties non-colpifères (au nombre de cinq : deux aux pôles, trois sur l'équateur) présentent chacune une zone centrale formée de mailles larges et entourée d'autres nettement beaucoup plus petites (fig. 5). Le deuxième, le « type Balansae », n'a été relevé que chez *S. balansae.* Ici les zones dites centrales des parties non-colpifères du type précédent font défaut (fig. 6).

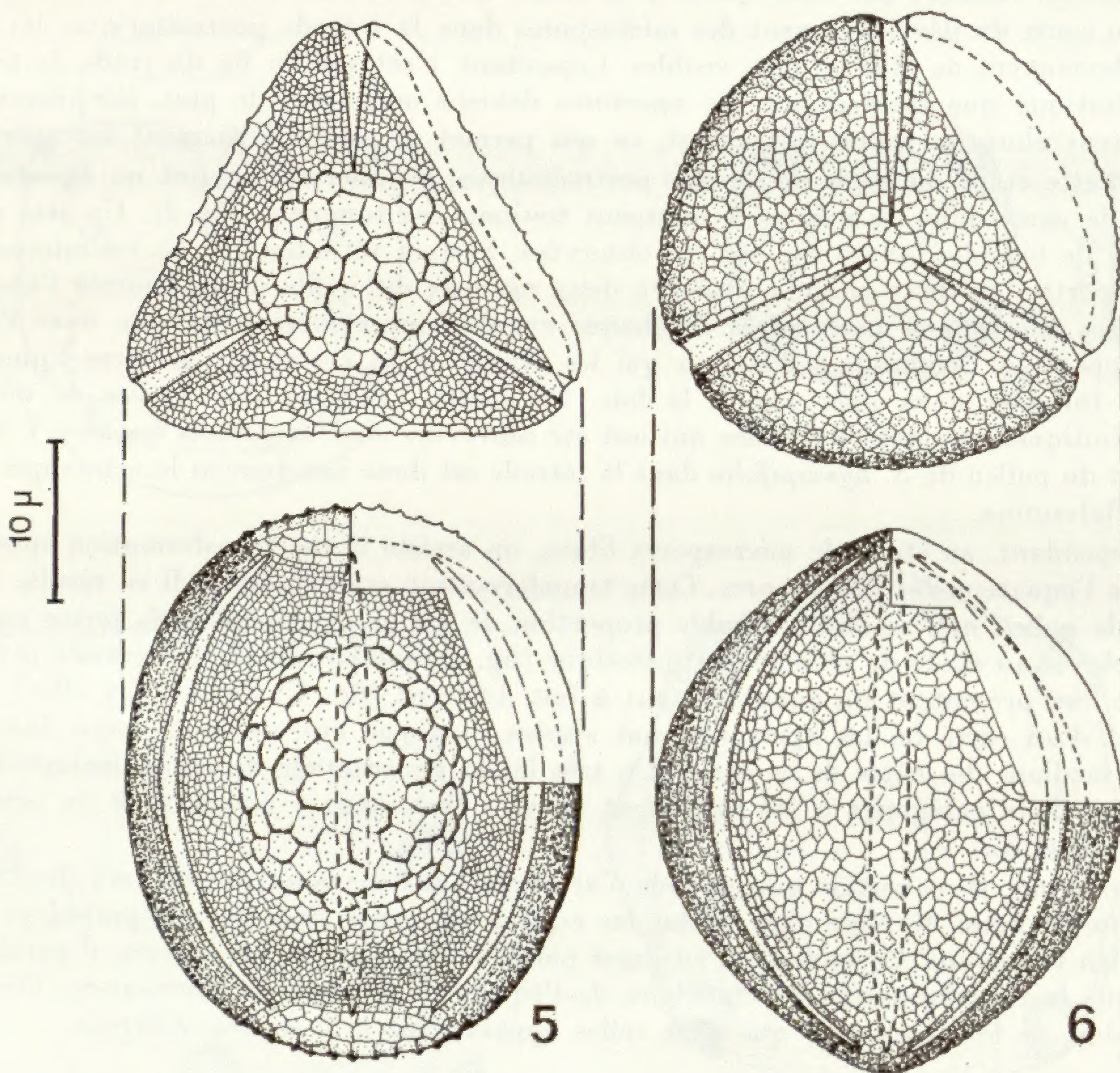


Fig. 5. — *Sideritis montana* (type tricolpé), respectivement vue polaire et vue latérale du pollen.
Fig. 6. — *Sideritis balansae* (type tricolpé), *idem.*

Le type tricolpé constitue l'apanage exclusif et uniforme de la section *Hesiodia,* formée seulement de trois espèces. El-Gazzar et Watson (1968 : 740) l'ont cependant signalé chez onze espèces de *Sideritis* sans toutefois les mentionner.

2. **Le type tétracolpé**

Ce type de pollen (fig. 7) est caractérisé par quatre apertures méridiennes simples, de même longueur et partageant plus ou moins régulièrement l'équateur.

Le type tétracolpé s'observe dans les sections *Sideritis*, *Burgsdorffia*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Dans la première section la très grande majorité des grains de pollen ressemblent à la figure 7 ; le reste à la figure 7b ou à la figure 3. Dans les trois autres sections, on n'observe généralement que des grains semblables à la figure 7b, ou accessoirement des grains pareils à la figure 3, et pratiquement pas de grains analogues à la figure 7.

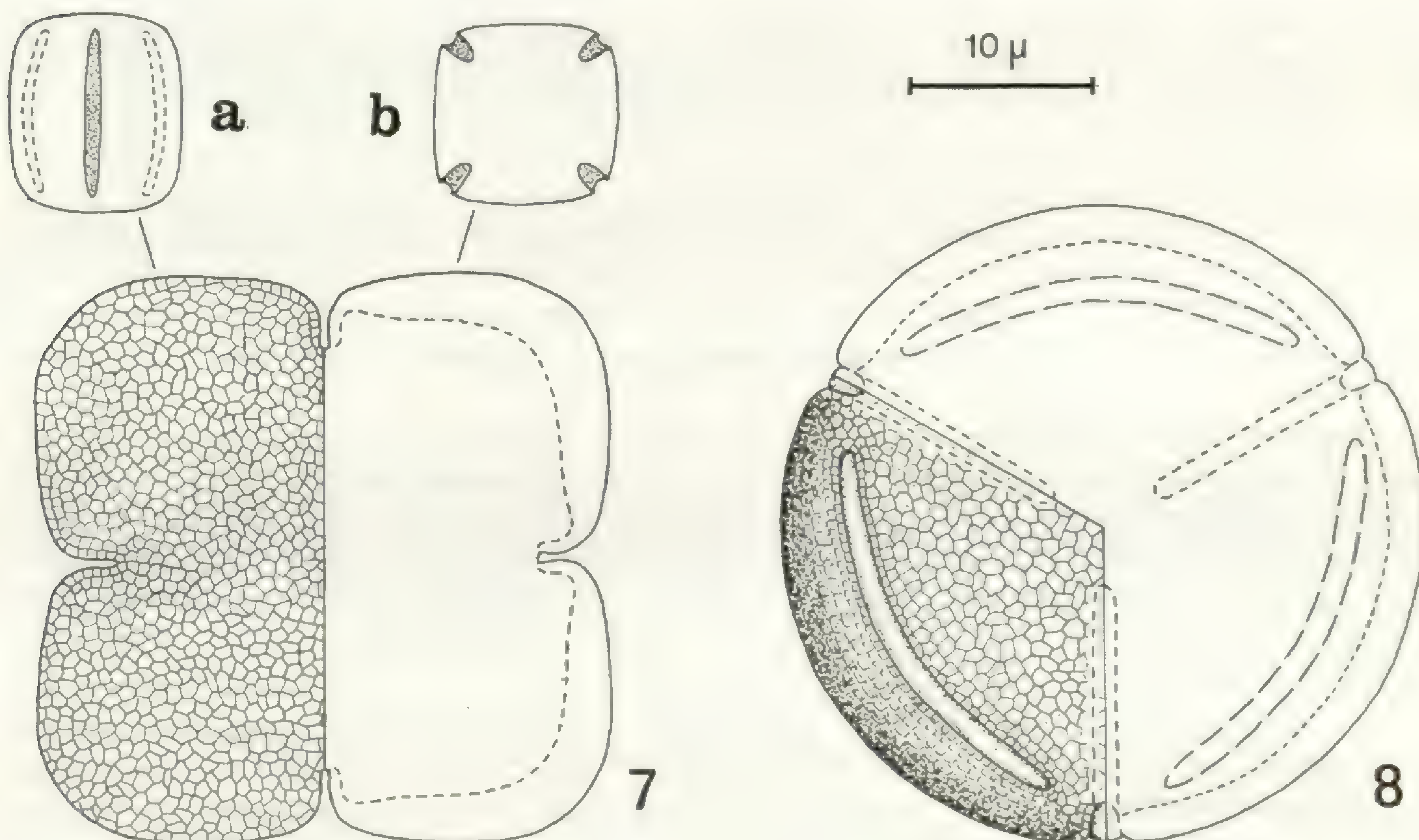


Fig. 7. — *Sideritis hyssopifolia* (type tétracolpé), un grain de pollen en vue polaire : *a*, vue latérale (schématisée) ; *b*, une forme pollinique accessoire en vue polaire (schématisée).
Fig. 8. — *Sideritis perfoliata* (type 6-pantocolpé), un grain de pollen.

3. **Le type 6-pantocolpé**

Ce type de pollen (fig. 8) est caractérisé par six apertures simples, de longueur réduite et disposées sur le sporoderme suivant les six arêtes d'un tétraèdre plus ou moins régulier, de manière que leurs apex se conjuguent trois à trois en quatre points différents.

Il constitue l'apanage exclusif et uniforme de la section *Empedoclea*.

II. ÉTUDE MONOGRAPHIQUE

Généralités

Il est nécessaire de dire d'abord quelques mots sur la systématique du genre *Sideritis*. Dans la 5e édition des « Species Plantarum » de Linné en 1800, tome 3, page 63, Willdenow subdivise ce genre en trois groupes. Le premier rassemble les espèces regardées par cet auteur comme dépourvues de bractées (les « Ebracteatae ») ; le deuxième, celles dont les bractées restent entières ; le troisième, celles où ces dernières sont dentées. Les deux derniers groupes de Willdenow sont des groupes naturels, et leur délimitation reste encore valable à l'heure actuelle.

Bentham (1848) subdivise le groupe *Ebracteatae* de Willdenow en deux sections : la section *Marrubiastrum* (un groupe naturel, correspondant au genre *Leucophae*) et la section *Hesiodia* qui réunit les genres *Hesiodia* et *Burgsdorffia*. Quant aux deux autres groupes de Willdenow, ils deviennent respectivement la section *Empedoclea* et la section *Eusideritis*.

Briquet (1895) subdivise à son tour la section *Hesiodia* de Bentham en deux sections : la section *Hesiodia* proprement dite et la section *Burgsdorffia*. Bien qu'il ait été critiqué par certains auteurs — par exemple par El-Gazzar et Watson (1968) qui donnent leur préférence plutôt à celui de Bentham — en tant que système pour la famille des Labiées tout entière, le système de Briquet reste néanmoins valable quant au genre *Sideritis*. Il compte cinq sections disposées dans l'ordre suivant : *Hesiodia*, *Burgsdorffia*, *Eusideritis*, *Empedoclea*, *Marrubiastrum*.

Le système évolutif qui servira de charpente à notre étude monographique est dans l'ensemble le même que celui de Briquet. Il diffère de ce dernier seulement par l'adjonction d'une nouvelle section, la section *Empedocleopsis*. Les principaux groupes taxonomiques du genre *Sideritis* auront donc, dans notre système, des rangs de sections. Il semble cependant plus logique de leur accorder des rangs de sous-genres, vu la différenciation morphologique très bien délimitée de la plupart d'entre eux. Néanmoins cette considération ne sera pas retenue dans le présent travail étant donné qu'elle n'apporte rien de vraiment nouveau à la connaissance de ce genre, sauf d'inutiles problèmes de nomenclature.

Dans l'étude monographique faite ci-après, la répartition géographique, qui en général suit immédiatement l'espèce, est indiquée, sauf précision, par l'« Index Kewensis ». Les taxons dont le statut taxonomique n'est pas encore définitif à l'heure actuelle seront considérés comme des espèces valides, bien que certains d'entre eux soient en réalité des taxons infraspécifiques ou probablement des synonymes. Ainsi le *S. glandulifera* Post (1893), bien qu'il fût regardé par certains auteurs, dont Davis (1951), comme synonyme de *S. perfoliata*, sera traité comme une espèce distincte. D'autre part, chaque section taxonomique présentant uniformément un seul type de pollen, il n'est pas nécessaire d'arranger,

dans une même section, les espèces d'après leurs affinités. Quant aux échantillons d'herbier sur lesquels du pollen a été prélevé pour cette étude, ils ne seront cités que partiellement. Ceux qui se rapportent aux espèces très répandues en Europe ou très cultivées dans les jardins botaniques, comme *S. hyssopifolia* ou *S. canariensis*, ne seront pas mentionnés.

1. **Section Hesiodia** (Moench) Bth.

Pollen : type tricolpé.

1. *S. balansae* Boiss. (Asie mineure et Syrie : Boissier, 1879, et Post, 1896) : *Bornmüller 3097* (G), Angora ; *Bourgeau* NEU. *13809* (NEU), Arménie. Cette espèce a un pollen facilement reconnaissable (cf. p. 6).
2. *S. montana* L. (pays méditerranéens, Proche-Orient et Moyen-Orient), var. *montana* : *Aucher-Eloy 1677* (G), Constantinople. — Var. *comosa* Boiss. : *Görz 396* (G), Anatolie, Gümüsane. — Var. *cryptantha* Boiss. : *Funk 7-1898* (G), Espagne. — Var. *villosa* Freyn : *Keck & Pichler* (G), Bulgarie, Dermendere.
3. *S. remota* Urv. (Grèce, Asie mineure : Boissier, 1879) : *Balansa 306* (NEU), Smyrne ; *Bornmüller 3100* (G), Angora ; *Heldreich 386* (G), Athènes.

2. **Section Burgsdorffia** (Moench) Briq.

Pollen : type tétracolpé.

4. *S. cossoniana* Ball. (Maroc : Briquet, 1895) : *Jahandiez 204* (G), Agadir.
5. *S. curvidens* Stapf (Asie mineure : Bornmüller, 1900) : *Haradjian 664* (G), Chypre.
6. *S. lanata* L. (Grèce, Asie mineure) : *Bornmüller 3098* (G), Angora.
7. *S. purpurea* Talb. (Grèce, Dalmatie, Asie mineure : Briquet, 1895) : *Aucher-Eloy 1676* (G), Asie mineure ; *Heldreich 1273* (G), Grèce.
8. *S. romana* L. (régions méditerranéennes).
9. *S. villosa* Coss. (Maroc) : *Jahandiez 510* (G), Bekrit.

3. **Section Sideritis**

Syn. Sect. *Eusideritis* Bentham (1848)

Pollen : type tétracolpé.

La plupart des espèces de cette section étant endémiques d'Espagne, la répartition géographique ne sera indiquée que dans les cas qui font exception à cette règle.

10. *S. aculeata* (Bubani) Font Quer : *Sennen 6801* (G), Cerdagne.
11. *S. angustifolia* Lamk. : *Bourgeau 1656* (G).
12. *S. angustini* Senn. & Pau : *Sennen 348* (G), Catalogne.
13. *S. arborescens* Salzm. : *Bourgeau 1989* (G), Algarve.
14. *S. briquetiana* Font Quer & Pau (Maroc) : *Sennen & Mauricio 8483* (G), Beni-Bu-Yahi.

15. *S. catalaunica* Senn. & Pau : *Sennen 350* (G), Llers.
16. *S. cavanillesii* Lag. (sud de l'Europe) : *Elias* (Z), Castilla, Miranda, 14-6-1907.
17. *S. endressii* Willk. : *Reverchon 1371* (G), Jaen.
18. *S. funkiana* Willk. : *Gautier* (G), Granada, 29-6-1896.
19. *S. glacialis* Boiss. : *Huter, Porta & Rigo 1058* (G), Sierra Nevada.
20. *S. glauca* Cav. : *Porta & Rigo 608* (G), Alicante.
21. *S. grandiflora* Salzm. (Espagne, Maroc) : *Font Quer 556* (G), Maroc, Tetauen.
22. *S. guyoniana* Boiss. & Reut. (Afrique du Nord) : *Bourgeau 40* (G), Oran.
23. *S. hirsuta* L. (sud de l'Europe).
24. *S. hyssopifolia* L. (sud de l'Europe).
25. *S. ilicifolia* Willd. : *Saint-Lager* (G), Huesca, 13-7-1892.
26. *S. ilorcitana* Senn. : *Sennen & Jeronimo 7195* (G), Murcie-Lorca.
27. *S. incana* L. : *Reverchon 1098* (G), Sierra de Cazorla.
28. *S. lacaitae* Font Quer : *Herb. Lacaita 309/26* (G), Sierra Morena.
29. *S. lagascana* Willk. : *Reverchon 1099* (G), La Puebla.
30. *S. lasiantha* Pers. : *Bourgeau 1423* (G), Almeria.
31. *S. leucantha* Cav. : *Jeronimo 4957* (G), Murcie-Lorca.
32. *S. linearifolia* Lag. : *Elias* (Z), Castilla, Miranda, 7-1907.
33. *S. lurida* Gay : *Durieu 248* (Z), Asturies.
34. *S. maireana* Font Quer (Maroc) : *Font Quer 533* (G), Bu-Meziat.
35. *S. marcellii* Elias & Senn. : *Elias* (G), Castilla, 8-7-1907.
36. *S. mariae* Senn. (Espagne, Pyrénées) : *Gonzalo 6874* (G), Catalogne, Nuria.
37. *S. ochroleuca* de Noé (Afrique du Nord) : *Ex herb. Cosson* (G), Maroc, Ibrahim, 29-6-1888.
38. *S. ovata* Cav. : *Elias* (G), Barrio, 9-8-1912.
39. *S. peyeri* Timb. (sud de l'Europe) : *Doumergue 374* (Z), Aude.
40. *S. pungens* Bth. : *Losa 9168* (G), San Felices.
41. *S. scordioides* L. (sud de l'Europe).
42. *S. spinosa* Lamk. : *Léon 9084* (G), Teruel.
43. *S. stachyoides* Willk. : *Reverchon 1092* (G), Almeria.
44. *S. subatlantica* Doum. (Afrique du Nord : Doumergue, 1918) : *Font Quer 379* (G), Maroc, Bocoia.

4. **Section Empedoclea** (Raf.) Bth.

Syn. Gen. *Empedoclia* Raf.

« Suffrutices vel herbae perennes, basi lanati. Folia floralia integerrima, flores sessiles amplectantia. » (Bentham, 1848).

Pollen : type 6-pantocolpé.

45. *S. ambigua* Fenzl (Asie mineure) : *Balansa 1089* (G).
46. *S. argyrea* Davis (Asie mineure) : *Davis 14438* (K), Antalya, Alanya.
47. *S. armeniaca* Bornm. (Arménie). — Syn. *S. bourgaei* Boiss. mss. (cf. Bornmüller, 1932) : *Bourgeau 211* (G), Arménie, Mt Almuska.
48. *S. bilgeriana* Davis (Asie mineure) : *Davis 16160* (G), Konya, Ermenek.

49. *S. brevibracteata* Davis (Asie mineure) : *Davis 14493* (K), Antalya, Alanya.
50. *S. brevidens* Davis (Asie mineure) : *Davis 16358* (G), Mersin, Gülnar.
51. *S. chlorostegia* Juz. (Crimée) : *S. & D. Juzepczuk 3937* (G).
52. *S. cilicica* Boiss. & Bal. (Asie mineure) : *Balansa 504* (G), NO Mersina ; *Péronin 70* (NEU), Cilicie, Anamour.
53. *S. condensata* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* (G), inter Marla et Adalia, 7-1845. — Var. *subremota* Davis : *Davis 15141* (G), Antalya, Gebiz.
54. *S. congesta* Davis & Hub.-Mor. (Asie mineure) : *Davis 16327* (G), Mersin, Anamur.
55. *S. cypria* Post (Chypre) : *Haradjian 371* (G), près Monastère arménien.
56. *S. erythrantha* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Davis 15507* (G), Antalya, Gebiz ; *Heldreich* NEU. *13811* (NEU), inter Marla et Adalia.
57. *S. euboea* Heldr. (Grèce) : *Heldreich 793* (G) ; *Regel* (G), Mt Dhelphy.
58. *S. galatica* Bornm. (Asie mineure) : *Bornmüller 14568* (G), Kalecik, Kyrk-kys-dagh.
59. *S. germanicopolitana* Bornm. (Asie mineure) : *Bornmüller 14566* (G), Germanicopolis. — Ssp. *viridis* (Hausskn.) Bornm. Syn. *S. arguta* Boiss. & Heldr. var. *viridis* Hausskn. (cf. Bornmüller, 1932) : *Sintenis 4526* (G), *3912* (Z), Paphlagonia, Kastamuni.
60. *S. glandulifera* Post (Syrie) : *Haradjian 2465* (G), Mts Amanus, Kusliji.
61. *S. gracilis* Barbey (Asie mineure) : *Pichler s. n.* (Barbey lect.) (Z), Lycia, 6-7-1883.
62. *S. hispida* Davis (Asie mineure) : *Davis 16617* (G), Konya, Bozkir.
63. *S. hololeuca* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Davis 16238* (G), Konya, Ermenek. *Heldreich* NEU. *13815* (NEU), vallis Djoksou Isaurici.
64. *S. kurdica* Bornm. (Asie mineure) : *Rechinger 10642* (G), Irak, Mosul.
65. *S. leptoclada* Schwarz & Davis (Asie mineure) : *Davis 13566* (K), Mugla.
66. *S. libanotica* Labill. (Asie mineure, Proche-Orient), ssp. *linearis* (Bth.) Bornm. : *Davis 13734* (G), Antalya, Yuva. *Hayeck 566* (Z), Ulukischala. — Ssp. *violascens* (Davis) Davis : *Davis 16250* (G), Konya, Ermenek. *Davis 16191* (K, sub nom. *S. violascens* Davis), Konya, between Ermenek and Karaman.
67. *S. lycia* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* NEU. *13816* (NEU), Lycia, Tcherali, a. 1845.
68. *S. marschalliana* Juz. (Crimée) : *Juzepczuk & Vysokoostrovskaja 3939* (G), Bielogorsk.
69. *S. nusairiensis* Post (Syrie ; Asie mineure : Davis 1951) : *Haradjian 432* (G), Mts Amanus. *Davis 16408* (G), Antalya, Dildil-dag.
70. *S. perfoliata* L. (Asie mineure, Proche-Orient, Grèce ; absent en Sicile et en Espagne : Boissier, 1879) : *Balansa 505* (G), Mersina : *Boissier* NEU. *13817* (NEU), Smyrne, Bournabat.
71. *S. scardica* Griseb. (Grèce) : *Rechinger 20821* (G), Mt Smolika.
72. *S. sicula* Ucria (Italie, Espagne : Willkomm & Lange 1870) : *Rigo 376* (G), Calabria, Mt Pollino.
73. *S. sipylea* Boiss. (Asie mineure) : *Major 363* (G), Samos, Mt Kierki ; *Davis 18361* (G), Aydia, Samsun dagh ; *Boissier* NEU. *13821*, *13822 & 13823* (NEU), Mts Sipylus.
74. *S. stricta* Boiss. & Heldr. (Asie mineure) : *Heldreich* (G), Taurus Pamphylus, inter Marla et Adalia, 7-1845.
75. *S. syriaca* L. (Crète ! : Boissier, 1879) : *Rechinger 14262* (G), Mts Psiloritis : *Reverchon 137* (NEU, sub nom. *S. cretica* Boiss.), Mt Volokia.

76. *S. taurica* M. B. (Asie mineure, Caucase ; Liban : Post, 1896) : *Saint-Lager* (G), Konia, Ak Chehir, 7-7-1907.
77. *S. theezans* Boiss. & Heldr. (Grèce) : Herb. *Heldreich 1367* (G), E. Laconia ; *Heldreich* NEU. *13832* (Mt Kyllene) et *Heldreich* NEU. *13833* (Mts Malevo et Taygetus) (NEU).
78. *S. trojana* Bornm. (Asie mineure) : *Sintenis 549* (G), Troas, Mt Szuszus-dagh.

5. **Section Empedocleopsis** Huynh, sect. nov.

Suffrutices, basi lanati. Folia floralia integerrima, flores breviter pedicellatos amplectantia. Calycis dentes aequales. Corolla longe exserta, calyce duplo longior.

Species typica : *S. gomeraea* Bolle (1860).

Species aliae : *S. cabrerae* Ceballos & Ortuño (1947),
S. nutans Sventenius (1960).

Cette section est en apparence très voisine de la section précédente, d'où son nom. Elle en diffère par la présence d'un pédicelle court, cependant nettement visible, qui fait défaut dans la section *Empedoclea*. Elle compte, à notre connaissance, trois espèces endémiques, toutes les trois de l'île Gomera (Canaries).

Pollen : type tétracolpé.

79. *S. gomeraea* Bolle : *Bourgeau 60* (G, sub nom. *S. gomeraea* de Noé), Valle Hermingua.
80. *S. nutans* Svent. : *Zogg* (Z), Taguluche, 18-5-1969.

6. **Section Marrubiastrum** (Moench) Bth.

Les espèces de cette section sont considérées à l'heure actuelle par certains taxonomistes comme constituant un genre distinct : le genre *Leucophae*. Elles sont endémiques des îles Canaries et de l'île Madère.

Pollen : type tétracolpé.

81. *S. argosphacelus* (Webb) Bornm. : *Pitard 641* (G), Teneriffe, Punta Teno.
82. *S. canariensis* L.
83. *S. candicans* Ait. : *Bourgeau 499* (G), Teneriffe.
84. *S. dasygnaphala* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae dasygnaphala* Webb) : *Bourgeau 1486* (G), Cumbre de Nublo.
85. *S. macrostachys* Poir. : *Pitard 642* (G), Teneriffe.
86. *S. massoniana* Bth. : *Pitard 298* (G), Teneriffe, Mt Nina.
87. *S. soluta* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae soluta* Webb) : *Bourgeau 1487* (NEU), Teneriffe.
88. *S. stricta* (Webb) comb. nov. ined. (= *Leucophae stricta* Webb) : *Bourgeau 1484 bis* (G), Teneriffe.

III. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

A. — Considérations taxonomiques à la lumière des données polliniques

L'étude monographique du pollen du genre *Sideritis* a montré l'existence d'un parallélisme rigoureux entre la différenciation de la morphologie macroscopique et celle de la morphologie pollinique. Les espèces de chaque section présentent uniformément un même type de pollen. Une telle uniformité pollinique est peu fréquente chez les genres de Dicotylédones eurypalyniques. Cette uniformité jointe à une diversification assez poussée du pollen indique que ce dernier peut être d'une utilité décisive dans la taxonomie de ce genre.

Ainsi, si la structure du calice a permis à Briquet (1895) de subdiviser l'ancienne section *Hesiodia* de Bentham (1848) en deux sections distinctes — la section *Hesiodia* proprement dite et la section *Burgsdorffia* — cette séparation est également justifiée par les données polliniques. La première section possède en effet à elle seule, et uniformément, le type tricolpé, tandis que la deuxième présente un pollen tétracolpé.

Le cas de l'ancienne section *Empedoclea* (= les sections *Empedoclea* et *Empedocleopsis* réunies) est plus ou moins analogue. La section *Empedoclea* proprement dite est caractérisée essentiellement par une bractée entière qui embrasse des fleurs sessiles. Elle s'est différenciée vraisemblablement à partir de l'Asie mineure, d'où elle se serait propagée ensuite vers le Caucase, le Proche-Orient et la Grèce. Son aire géographique couvre donc la partie orientale du territoire du genre. L'espèce la plus occidentale connue jusqu'en 1860, c'est-à-dire jusqu'à la date de la publication de Bolle (voir l'alinéa suivant), est sans doute *S. sicula* qui colonise la Sicile, l'Italie du centre et l'Espagne (Willkomm et Lange, 1870). Ces deux auteurs signalent aussi *S. perfoliata* en Espagne, une autre espèce de cette section. Cependant, d'après Boissier (1879), ce serait une erreur.

En 1860, Bolle décrit *S. gomeraea*. Cette dénomination a été donnée par de Noé à une collection d'échantillons récoltés par Bourgeau à l'île Gomera sous le n° 60 : cependant elle n'avait pas été validement publiée. Dans son travail, Bolle a classé cette espèce dans la section *Empedoclea*, tout en précisant que sa fleur est pourvue d'un court pédicelle et non sessile comme chez les autres espèces de cette section. Bornmüller (1923 : 277) la considère par contre comme une véritable espèce de cette section. D'autres botanistes, même modernes (!), probablement influencés par l'endémicité frappante du « genre » *Leucophae* (= section *Marrubiastrum*) aux îles Canaries-Madère, la rangent dans ce « genre ».

Une espèce voisine de *S. gomeraea* et endémique aussi de l'île Gomera — à savoir *S. cabrerae* — a été découverte en 1947 par Ceballos et Ortuño. Cependant les deux auteurs espagnols n'ont pas précisé sa position taxonomique.

Une troisième espèce voisine et endémique aussi de l'île Gomera — *S. nutans* — a été définie en 1960 par SVENTENIUS. Malgré la présence d'un pédicelle, elle a été classée par cet auteur dans la section *Empedoclea*.

En réalité, *S. gomeraea*, *S. cabrerae* et *S. nutans* ont une position taxonomique distincte. La forme de leur bractée les rapproche de la section *Empedoclea* et non de la section *Marrubiastrum*. Ranger *S. gomeraea* dans le « genre » *Leucophae* est donc inadmissible. Néanmoins, la fleur de ces espèces n'est pas sessile comme chez les espèces authentiques de la section *Empedoclea*. Le pédicelle qui la soutient est court, cependant nettement visible. Ce caractère morphologique indique sûrement, à lui seul déjà, que ces trois espèces ne trouvent pas leur place dans la section *Empedoclea*.

Cependant c'est sur le plan pollinique que la position distincte de ces trois espèces vis-à-vis des espèces authentiques de la section *Empedoclea* apparaît dans toute sa netteté. En effet, celles-ci sont les seules espèces du genre à avoir un pollen 6-pantocolpé. Par contre, *S. gomeraea*, *S. nutans* (et sans doute *S. cabrerae* aussi) présentent un pollen tétracolpé. Plus l'uniformité et la particularité polliniques des espèces authentiques de la section *Empedoclea* sont frappantes, plus la position distincte des trois espèces endémiques de l'île Gomera est évidente.

B. — PHYLOGENÈSE DU GENRE SIDERITIS ET DONNÉES POLLINIQUES

L'utilisation de données polliniques dans la reconstitution de la phylogenèse d'un genre pose comme préalable la recherche de la phylogénie de son pollen. En outre, il est évident que la répartition géographique actuelle de ce genre — et par là, sa palynogéographie (HUYNH, 1968*c* : 492-506) — sont d'une utilité certaine dans cette tentative. La parfaite homogénéité du pollen à l'intérieur de chaque section du genre *Sideritis*, ainsi que la simplicité de la phylogénie de son pollen, de même la répartition géographique dans l'ensemble assez distincte de ses groupes taxonomiques sont autant d'éléments favorables à la reconstitution de son histoire.

1. Phylogenèse du genre *Sideritis* à la lumière des données macroscopiques et phytogéographiques

Dans le « Prodromus » de DE CANDOLLE, BENTHAM (1848) a établi pour le genre *Sideritis* un système basé sur la réduction progressive de son appareil végétatif. On y distingue trois principaux groupes. Le premier, au port frutescent, est formé par la section *Marrubiastrum*. Le deuxième, suffrutescent, compte les deux sections *Empedoclea* et *Eusideritis*. (Dans ce groupe on peut inclure la nouvelle section *Empedocleopsis*.) Le troisième, au port herbacé, correspond à la section *Hesiodia* non modifiée de BENTHAM (= les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* réunies). Il paraît certain que BENTHAM n'a pas conçu son système dans un contexte évolutif tel qu'on l'entend à l'heure actuelle, mais plutôt comme une simple subdivision du genre *Sideritis* destinée à donner une vue d'ensemble de la différenciation morphologique essentielle de ce genre — étant donné que son système pour le genre *Side-*

ritis a été mis au point en 1834 (cf. BENTHAM, 1848 ; STAFLEU, 1967 : 27 simult.), alors que l' « Origine des espèces » de DARWIN n'a paru qu'en 1859.

Par contre le système de BRIQUET (1895) est à l'inverse de celui de BENTHAM. Ses cinq sections peuvent être rangées en trois principaux groupes suivant que le port est herbacé, suffrutescent ou frutescent. Malgré cette classification apparemment fondée sur l'appareil végétatif, le système de BRIQUET est en réalité basé sur la structure de l'appareil reproducteur (calice, corolle, bractée). Il est vrai que cet auteur n'a pas précisé clairement l'organe de l'appareil reproducteur sur lequel il s'est basé pour établir la hiérarchie entre les cinq sections de son système. Cependant, il paraît qu'il a utilisé conjointement le calice et la corolle à cette fin.

L'utilisation de la fleur dans la définition d'un système évolutif pour un genre paraît bien fondée, en particulier pour le genre *Sideritis* où le calice et la corolle ont une diversification très poussée. Examinons les différents groupes taxonomiques de ce genre à ce double point de vue, sans toutefois négliger d'autres organes importants de la fleur tels que la bractée et le pédicelle.

Ainsi, dans les deux premières sections (*Hesiodia* et *Burgsdorffia*), la corolle est peu développée étant généralement plus courte que le calice. De plus, la bractée reste semblable à une simple feuille. Si le calice de la première section reste plus ou moins régulier, celui de la deuxième est fortement zygomorphe par le fait que la dent postérieure du calice est beaucoup plus développée que les autres. Cette zygomorphie accentuée du calice paraît indiquer que la section *Burgsdorffia* est plus évoluée que l'autre section.

Dans la section suivante (la section *Sideritis*), la corolle est plus différenciée étant donné qu'elle dépasse, à peine il est vrai, les dents du calice. De plus, la bractée est très bien différenciée, formant en outre une gaine embrassante.

Vient ensuite la section *Empedoclea*. Ici la corolle tend à dépasser, et largement, les dents du calice : chez un certain nombre d'espèces comme *S. sipylea* ou *S. syriaca*, la corolle est souvent deux fois plus longue que ce dernier. Il en résulte que la ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires, encore largement au-dessous de la limite entre les dents et le tube calicinaux dans la section précédente, tend à s'en rapprocher et même à la dépasser dans la section *Empedoclea* ; et que le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires tend à diminuer en allant de la section *Sideritis* à la section *Empedoclea*. Cela signifie une soudure plus poussée des pétales. De plus, c'est dans la section *Empedoclea* que le pédicelle floral atteint son plus haut degré de réduction dans tout le genre, la fleur étant régulièrement sessile. Ce caractère particulier, qui constitue sans doute un indice évolutif valable, confère à cette section évoluée une position particulièrement isolée dans le genre *Sideritis*. Quant à la bractée, elle forme une gaine embrassante comme dans la section précédente.

Enfin c'est la section *Marrubiastrum*. Ici la corolle dépasse nettement, et de façon uniforme, le calice. La ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires dépasse les dents de ce dernier. De plus, le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires diminue très visiblement en comparaison avec la section précédente. Quant au calice, il semble avoir le plus haut degré de spécialisation dans tout le genre. En effet, c'est dans la section *Marrubiastrum* que le rapport de longueur entre la partie non soudée du calice (c'est-à-dire ses dents) et celui-ci a la valeur la plus faible. C'est donc dans cette section que la soudure des sépales atteint son plus haut degré. De plus, si dans les sections *Hesiodia*

et *Burgsdorffia* les dents divergentes du calice donnent à la partie supérieure de celui-ci un aspect nettement évasé — ce qui confère au calice une forme d'entonnoir — cette forme d'entonnoir du calice tend à diminuer considérablement dans la section *Sideritis* et surtout dans la section *Empedoclea*, pour disparaître totalement dans la section *Marrubiastrum* où l'on trouve à sa place une forme purement campanulée.

En somme, l'évolution de la corolle comme celle du calice, même prises séparément, indiquent chez le genre *Sideritis* la hiérarchie progressive suivante : section *Hesiodia*, section *Burgsdorffia*, section *Sideritis*, section *Empedoclea*, section *Marrubiastrum*.

Dans le contexte d'un tel système évolutif du genre *Sideritis*, basé essentiellement sur la différenciation faible ou poussée de la corolle et du calice, quelle sera la place à assigner à la nouvelle section *Empedocleopsis* ? La corolle de cette section paraît avoir le plus haut degré de spécialisation dans tout le genre. Elle forme un tube généralement deux fois plus long que le calice. La ligne de démarcation entre les lobes et le tube corollaires dépasse, par ailleurs, très largement les dents de ce dernier. De plus, le rapport de longueur entre les lobes et le tube corollaires atteint la valeur la plus faible dans tout le genre. En outre, si le tube corollaire garde encore chez *S. gomeraea* et *S. cabrerae* une forme campanulée comme dans quelques sections précédentes, il devient nettement urcéolé chez *S. nutans*. Cette corolle urcéolée s'est déjà esquissée, à peine il est vrai, chez certaines espèces de la section *Marrubiastrum*. Cependant, c'est chez *S. nutans* qu'elle prend une forme extrêmement nette.

Néanmoins, le calice de la section *Empedocleopsis* n'a pas le même degré de spécialisation que sa corolle. Il rappelle celui de la section *Empedoclea* : son rapport de longueur entre les dents et le tube calicinaux est voisin de 1/3. Ce rapport a par contre une valeur voisine de 1/5 dans la section *Marrubiastrum*. On peut donc conclure que le calice possède dans la section *Empedocleopsis* le même degré d'évolution qu'il a dans la section *Empedoclea*.

Il en résulte que pour un système évolutif du genre *Sideritis* basé principalement sur la corolle, la nouvelle section doit sans doute être placée à la fin. Cependant, pour un autre prenant le calice comme critère primordial, elle aura sa place entre la section *Empedoclea* et la section *Marrubiastrum*. C'est à la deuxième solution que nous nous sommes rallié provisoirement dans ce travail. En effet, bien que les données polliniques semblent indiquer qu'il n'existe aucune parenté proche entre la section *Empedocleopsis* et la section *Empedoclea*, leurs bractées entières et embrassantes sont curieusement semblables. La bractée constituant chez le genre *Sideritis* un caractère taxonomique très important, il paraît impossible pour la taxonomie « classique » de renoncer à cette parenté. Par ailleurs, si l'on prend le calice comme critère principal, on a en même temps une progression continue en ce qui concerne l'habitus. On passe ainsi du port herbacé (sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*) au port suffrutescent (sections *Sideritis*, *Empedoclea* et *Empedocleopsis*), puis au port frutescent (section *Marrubiastrum*). Cette suite ne signifie pas que le port frutescent de la section *Marrubiastrum* doit être regardé comme plus évolué que le port herbacé des deux sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*, etc., étant donné le caractère essentiellement hétérobathmique de l'évolution (Takhtajan, 1959 ; Huynh, 1971). Cependant, cette progression curieusement continue ne semble pas dépourvue de signification dans le contexte de l'actuel genre *Sideritis*.

La répartition géographique des différents groupes taxonomiques du genre *Sideritis* appuie également la hiérarchie évolutive établie ci-dessus. Parmi les six sections de ce genre, ce sont les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* qui ont la plus vaste répartition géographique, allant d'un bout à l'autre du bassin méditerranéen, en particulier *S. montana* (section *Hesiodia*) et *S. romana* (section *Burgsdorffia*). Par ailleurs, quoiqu'étant les plus largement répandues, ces deux sections ne comptent chacune qu'un nombre restreint d'espèces. Cette vaste répartition géographique, jointe à cette pauvreté en espèces représentatives, indique que ces deux sections, qui sont en outre très voisines l'une de l'autre, sont les deux groupes les plus anciens du genre.

Par contre, les autres sections, composées chacune de nombreuses espèces (excepté la section *Empedocleopsis* qui est plus ou moins un groupe aberrant), ont une répartition géographique limitée. Ainsi la section *Empedoclea* s'observe exclusivement dans la partie orientale du bassin méditerranéen. Son espèce la plus occidentale est sans doute *S. sicula* qui s'est répandue jusqu'en Espagne. La section *Sideritis* se localise grosso modo dans la partie occidentale de ce bassin.

Quant aux sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*, leur territoire (îles Canaries-Madère) est complètement détaché du territoire principal du genre. Cet isolement est d'autant plus curieux que ces îles n'hébergent aucun représentant des autres sections. La position extrême du territoire de ces deux sections par rapport à celui du genre *Sideritis*, jointe à certains de leurs caractères floraux qui peuvent être considérés comme les plus évolués dans tout le genre, semble indiquer que ces deux sections seraient en réalité les deux groupes les plus jeunes. Cela veut dire aussi que les sections *Empedoclea* et *Sideritis* seraient probablement « d'âge intermédiaire ».

2. **Phylogenèse du genre** *Sideritis* **à la lumière des données polliniques et palynogéographiques**

Des trois types de pollen distincts (les types tricolpé, tétracolpé et 6-pantocolpé) du genre *Sideritis*, lequel serait le plus primitif, c'est-à-dire le plus proche du pollen originel du genre ? A ce point de vue, le genre *Sideritis* doit être considéré dans le cadre de la famille des Labiées en général et des Marrubiées en particulier. Dans cette famille le pollen est généralement tricolpé ou hexacolpé. Le pollen triaperturé étant très commun chez les Dicotylédones, il est certain que le type tricolpé fut à l'origine de la différenciation du pollen de cette famille, et a donné par la suite naissance au type hexacolpé. A l'appui de cette hypothèse on peut citer encore le fait que le pollen hexacolpé présente généralement des grains trinucléés alors que le pollen tricolpé n'est formé que de grains binucléés (Erdtman, 1952 ; Waterman, 1960 ; Wunderlich, 1967). Dans le groupe des Marrubiées — qui ne compte que quatre genres (*Acrotome*, *Thuspeinanta*, *Marrubium* et *Sideritis*) que nous avons étudiés (non publié) en profondeur, tous les quatre, au point de vue pollinique — le pollen est uniformément du type tricolpé, sauf le genre *Sideritis* où l'on observe en outre les deux types tétracolpé et 6-pantocolpé. Le pollen tricolpé aurait donc été aussi à l'origine de la différenciation des Marrubiées et aurait donné ensuite les pollens tétracolpé et 6-pantocolpé.

Ainsi l'évolution du pollen du genre *Sideritis* montre les deux principaux aspects suivants : multiplication des apertures méridiennes (pollen tricolpé → pollen tétracolpé) et

aperturation intégrale du sporoderme (pollen tricolpé → pollen 6-pantocolpé). Ces deux aspects évolutifs du pollen ne constituent aucunement une particularité du genre *Sideritis*, puisqu'ils s'observent aussi chez plusieurs autres genres de Dicotylédones appartenant à des familles très diverses, tels que le genre *Utricularia* (Huynh, 1968*b* : 47), le genre *Oxalis* (Huynh, 1969*a* : 325-326), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : 595), les genres *Anemone* et *Hepatica* (Huynh, 1970*a*), le genre *Lysimachia* (Huynh, 1971), etc. Le caractère universel de ces deux aspects évolutifs appuie encore plus fortement les conclusions exposées dans l'alinéa précédent.

A la lumière de la phylogénie du pollen du genre *Sideritis* ainsi établie, il devient évident que c'est la section *Hesiodia* qui est le groupe le plus ancien du genre. Quant aux autres sections, le fait qu'elles ont toutes un pollen dérivé leur confère de droit un degré d'évolution plus élevé que celui qui revient à la section *Hesiodia*. Cependant, il est difficile d'établir sûrement, sur la base des seules données polliniques, une hiérarchie évolutive entre elles. (Néanmoins, voir les trois alinéas suivants.)

Deux autres caractères évolutifs peuvent être relevés sur le pollen du genre *Sideritis*, plus précisément sur son pollen tétracolpé.

Le premier concerne son accroissement en dimensions. Ainsi un certain nombre d'espèces de la section *Burgsdorffia*, comme *S. curvidens*, *S. purpurea*, *S. romana*, ont un pollen nettement plus petit que celui des espèces appartenant aux sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Et, à son tour, le pollen de la plupart des espèces de la section *Sideritis* présente des dimensions légèrement plus petites par rapport aux espèces faisant partie des sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*. Cet aspect évolutif que constitue l'accroissement du pollen en dimensions a été amplement mis en relief par l'école palynologique française. Il a été relevé aussi par nous dans divers groupes taxonomiques : le genre *Tropaeolum* (Huynh, 1968*c* : 155), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : 597), le genre *Lysimachia* (Huynh, 1971), la famille des Oxalidacées (Huynh, 1969*a* : 322). Le caractère universel de cet aspect évolutif prouve son bien-fondé.

Le deuxième consiste probablement dans la transformation spectaculaire de l'équateur de ce pollen relevée dans la section *Sideritis* au stade de microspores libres (p. 5). Elle paraît constituer un indice évolutif valable. Sur ce plan, la section *Sideritis* l'emporte incontestablement sur les sections *Burgsdorffia*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*.

La répartition géographique des types de pollen du genre *Sideritis* apporte aussi quelques lumières à la reconstitution de la phylogénie de ce genre. Si l'on fait abstraction du groupe ancien (sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia*), les autres sections qui forment le groupe évolué de ce genre se partagent son territoire en deux parties très nettement distinctes. Dans la partie orientale, on ne trouve que le pollen 6-pantocolpé (section *Empedoclea*) ; dans la partie occidentale, s'observe seul le pollen tétracolpé (sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*). Bien que ces trois sections évoluées semblent avoir chacune une histoire indépendante, le fait qu'elles possèdent un même pollen qui, en outre, occupe une aire géographique curieusement continue (Espagne, Afrique du Nord, Canaries, Madère) semble indiquer qu'elles formeraient en réalité une même lignée phylogénique à l'origine de leurs différenciations respectives. L'affinité entre ces trois sections apparaît encore beaucoup plus nettement si l'on tient compte du fait que, dans la famille des Labiées, le pollen régulièrement tétracolpé constitue leur apanage exclusif.

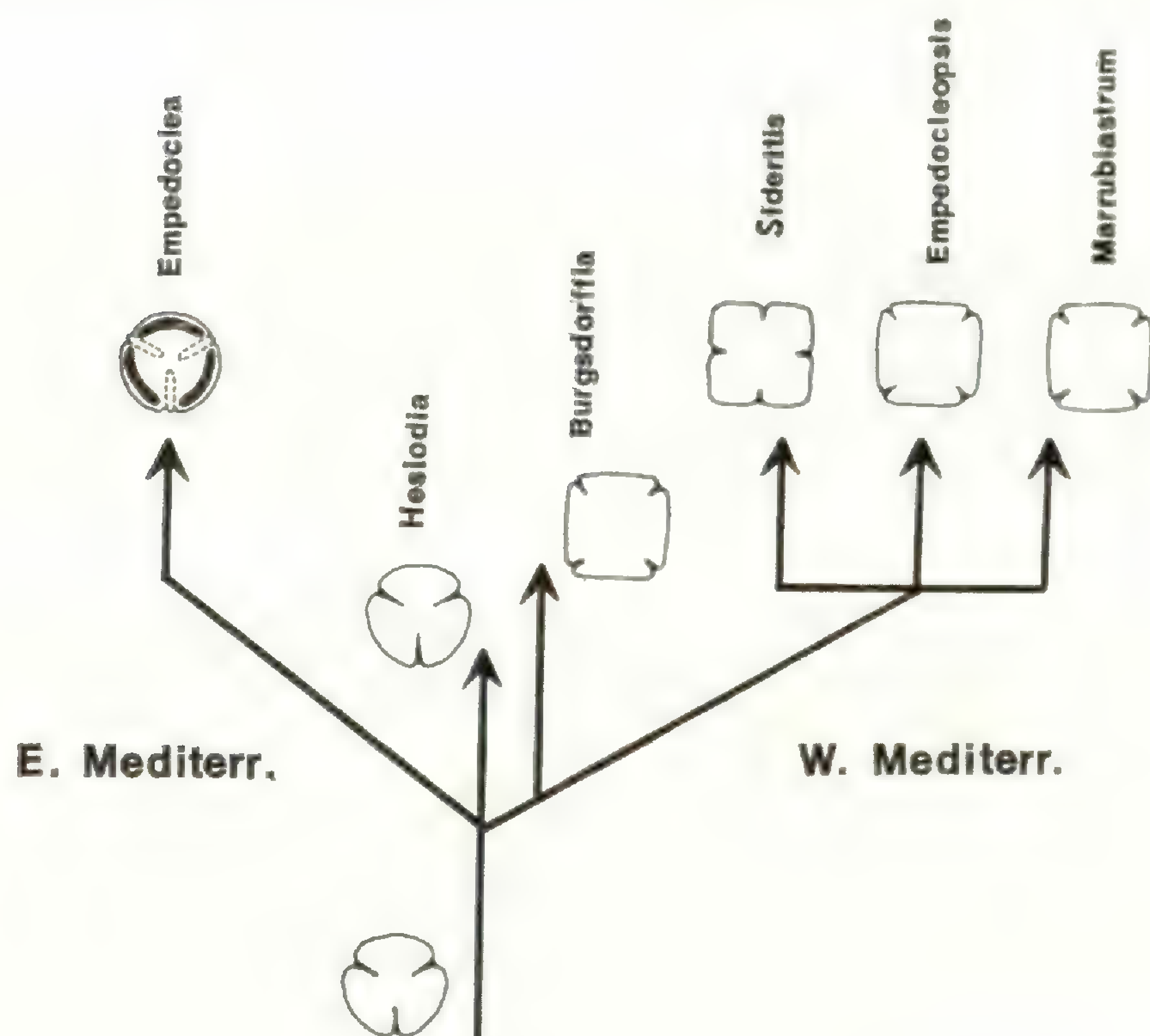


Fig. 9. — Phylogénie hypothétique des différents groupes taxonomiques du genre *Sideritis*.

3. **Conclusion**

La morphologie macroscopique et la phytogéographie, jointes à la morphologie du pollen, permettent de séparer dans le genre *Sideritis* deux principaux groupes taxonomiques, et deux seulement (fig. 9). D'un côté c'est le groupe ancien, formé par les deux sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* et caractérisé par un calice bilabié. De l'autre, le groupe évolué, que représentent ensemble les autres sections, dont le trait commun est un calice régulier.

D'abord, le groupe ancien. Le caractère ancien de ce groupe est hors de doute. Le faible degré de différenciation de sa corolle et de son calice, ainsi que le pollen tricolpé que possède à elle seule la section *Hesiodia*, comme les dimensions relativement faibles du pollen tétracolpé de certaines espèces de la section *Burgsdorffia*, le prouvent clairement. En particulier, la présence exclusive du pollen originel du genre dans la section *Hesiodia* confère au caractère ancien de cette section une garantie exceptionnelle, du moins du point de vue d'un palynologue.

De plus, c'est dans la section *Hesiodia* qu'on trouve la « spéciation » palynomorphologique la plus poussée dans tout le genre. En effet, des trois types de pollen que compte le genre *Sideritis*, c'est le type tricolpé qui est de loin le plus faiblement représenté (par trois espèces seulement). Il y a encore plus que cela. Malgré cette pauvreté en espèces représentatives, ce type de pollen se subdivise encore en deux formes polliniques très dis-

tinctes : le « type Montana » (*S. montana* et *S. remota*) et le « type Balansae » (*S. balansae*). Il en résulte que de toutes les espèces de ce genre, *S. balansae* est la seule qu'on puisse identifier facilement par le pollen. Ces trois espèces constituent donc, dans la section *Hesiodia*, les espèces relictuelles de deux lignées phylogéniques différentes. Le caractère isolé de leur pollen, en particulier de celui de *S. balansae*, indique sûrement que cette section est la section la plus ancienne.

D'un autre côté, la vaste répartition géographique des sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* — à l'encontre des autres sections — permet aussi de penser que des formes semblables à ces deux sections auraient été à l'origine de la différenciation des autres sections.

Bien que le calice fortement irrégulier de la section *Burgsdorffia* et surtout son pollen tétracolpé montrent qu'elle est plus évoluée que la section *Hesiodia*, et qu'on puisse même admettre qu'elle aurait tiré son origine à partir d'anciennes formes semblables à la section *Hesiodia*, la morphologie macroscopique dans son ensemble ne permet pas de détacher logiquement ces deux sections totalement l'une de l'autre, tant elles sont voisines, aussi bien au point de vue de l'habitus que sur le plan de la morphologie florale, comme en ce qui concerne la répartition géographique et la durée de la vie (ce sont les seules espèces annuelles du genre). Ainsi ce n'est pas sans raison que Bentham (1848) les a réunies en un même groupe et que, à ce point de vue, il a été fidèlement suivi par tous (?) les taxonomistes avant la parution de la révision de Briquet (1895).

La section *Hesiodia* semble avoir pour foyer d'origine la partie orientale du territoire actuel du genre. Car deux des trois espèces que compte cette section n'existent qu'en Orient et en Grèce. Il est donc probable que la troisième qui est très répandue dans le bassin méditerranéen ait plus ou moins une même origine.

Quant à la section *Burgsdorffia*, elle ne semble pas présenter un foyer d'origine bien défini. Un certain nombre de ses espèces se sont différenciées dans la partie orientale du bassin méditerranéen, d'autres par contre dans la partie occidentale.

Quant au groupe évolué, on peut le diviser à son tour en deux lignées phylogéniques très nettement distinctes. La première est formée par la seule section *Empedoclea*, au pollen 6-pantocolpé et dont le foyer d'origine est la partie orientale du bassin méditerranéen. La deuxième est représentée par les sections *Sideritis*, *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*, dont le pollen est uniformément tétracolpé et qui se sont différenciées exclusivement dans la partie occidentale du territoire du genre.

La première lignée s'apparente à la section *Hesiodia* qui partage avec elle une même origine géographique. Il n'est pas impossible que des formes anciennes semblables à cette section aient donné naissance à la section *Empedoclea* ; cependant la morphologie macroscopique n'est pas en mesure d'appuyer cette hypothèse.

Toutefois, sur le plan pollinique, les deux facteurs suivants permettent peut-être d'envisager une parenté plus ou moins proche entre la section *Empedoclea* et la section *Hesiodia*. D'abord, on note souvent chez *S. montana* et *S. remota* (pollens tricolpés) une certaine proportion de grains 6-pantocolpés qui rappellent le pollen de la section *Empedoclea*.

Ensuite, le réticulum du pollen de ces deux espèces laisse voir aussi l'existence d'une véritable potentialité de transformation en pollen pantocolpé. En effet, ce réticulum très particulier présente cinq zones plus ou moins circulaires formées de mailles beaucoup plus grandes que celles, minuscules, qui les entourent (fig. 5). Le caractère exceptionnel

de ce réticulum réside dans les deux traits essentiels suivants. D'abord, à considérer un mésocolpe (= une partie du sporoderme, qui s'étend entre deux apertures méridiennes successives) séparément (fig. 5), les mailles de son réticulum n'ont pas des étendues individuelles qui forment ensemble une *progression continue en allant du centre du mésocolpe* aux apertures. La zone centrale de ce réticulum se compose de mailles larges, jusqu'à 2,5 × 2,5 μ ; par contre, les deux zones latérales qui séparent cette zone dite centrale des apertures présentent subitement des mailles minuscules. Une rupture aussi brutale dans la progression d'étendues luminales du réticulum mésocolpial est plutôt rare (le cas général des Dicotylédones à ce point de vue peut être représenté par la figure 6). Ensuite, quand on va de l'équateur (ou plus précisément, de la zone centrale d'un mésocolpe) à un pôle (fig. 5) — ces deux zones de sporoderme étant également formées de mailles larges — on passe par une zone constituée subitement de mailles minuscules, semblables à celles qui bordent les apertures. Cette succession brutale de mailles minuscules aux autres beaucoup plus larges, en passant de l'équateur aux pôles n'est pas, elle aussi, fréquente sur le pollen réticulé des Dicotylédones.

Cependant, ce ne sont pas ces deux caractères exceptionnels du réticulum de *S. montana* et de *S. remota* qui retiennent ici notre attention, mais le fait suivant. Prenons la figure 5 et considérons la partie colpifère portée par un sommet de l'équateur triangulaire du grain supérieur que présente cette figure. On réalisera, sur cette partie colpifère, la loi suivante qui règle la mise en place des apertures sur le pollen réticulé : les apertures d'un grain de pollen réticulé ne se forment que sur les parties du réticulum où les mailles sont les plus faibles, de manière qu'elles soient bordées des deux côtés par ces mailles. (Une exception à cette loi est présentée par la famille des Bombacacées : Erdtman, 1952.) Or, si l'on prend maintenant, par exemple, la moitié inférieure du grain présenté par la figure 5, il devient alors évident que la zone de mailles minuscules (semblables en tous points à celles qui bordent les apertures) qui s'étend entre la zone centrale des mésocolpes et le pôle inférieur posséderait, en vertu de cette loi, une réelle potentialité colpifère. Que cette potentialité ait avorté lors de la différenciation de la section *Hesiodia*, ou qu'elle devienne effective plus tard, à une étape future de la différenciation du genre *Sideritis*, cela est difficile à affirmer. Si elle avait pu (ou pouvait) devenir effective, elle aurait donné (ou donnerait) un pollen 9-pantocolpé. (On peut avoir une idée de ce grain de pollen hypothétique en imaginant un cylindre à section triangulaire où les arêtes, au nombre de neuf, correspondent aux neuf apertures de ce grain.) Un tel grain serait certes différent, cependant voisin d'un autre qui est 6-pantocolpé (comme celui de la section *Empedoclea*), étant donné que tous les deux ne représentent que deux formes voisines d'un même phénomène, à savoir l'aperturation intégrale du sporoderme.

D'autre part, la possession exclusive par la section *Empedoclea* du pollen régulièrement 6-pantocolpé — qui est un type de pollen rare, on peut même dire très rare, dans la famille des Labiées, et même dans l'ensemble des Dicotylédones — non seulement prouve le caractère très évolué de cette section dans le genre *Sideritis*, mais lui confère aussi une position particulièrement isolée. Si l'on considère d'un autre côté la fleur au pédicelle extrêmement réduit de la même section, cette position isolée apparaît d'une façon encore beaucoup plus nette.

En présence d'un tel grain de pollen, dont l'évolution semble avoir atteint son terme — car il paraît impossible d'imaginer dans la famille des Labiées une forme pollinique quel-

conque qui puisse tirer son origine d'un pollen 6-pantocolpé — on n'a vraiment aucune difficulté à comprendre pourquoi la première lignée phylogénique du groupe évolué du genre *Sideritis* forme une impasse phylogénétique, étant donné qu'elle n'a donné naissance qu'à la seule section *Empedoclea.* Chez les Dicotylédones, on peut admettre, bien que sans preuves, le pollen 6-pantocolporé et le pollen 6-pantoporé comme deux formes polliniques dérivées du pollen 6-pantocolpé : le premier par l'acquisition d'apertures complexes, le deuxième par une réduction dans la longueur des apertures. Cependant, ces deux formes polliniques ne peuvent pas être envisagées ici, le pollen colporé et le pollen poré étant absents dans la famille des Labiées.

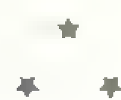
La deuxième lignée (= les sections *Sideritis, Empedocleopsis* et *Marrubiastrum*) s'apparente, par contre, à la section *Burgsdorffia,* tant au point de vue de la phytogenèse que sur le plan de la morphologie pollinique. Cette communauté pollinique et phytogénétique permet de penser que des formes semblables à la section *Burgsdorffia* auraient été à l'origine de cette lignée.

A l'encontre de la première lignée qui forme une impasse phylogénétique, la deuxième s'est montrée riche en capacité de différenciation puisqu'elle fut à l'origine de trois sections très nettement distinctes. Cette grande capacité de différenciation phylogénétique de la deuxième lignée semble avoir été favorisée par la discontinuité de son territoire : d'un côté l'Espagne et l'Afrique du Nord, de l'autre les îles Canaries-Madère.

C'est la discontinuité du territoire de cette lignée occidentale qui est la cause de la différenciation exclusive de la section *Sideritis* en Espagne et en Afrique du Nord. Cette section évoluée tend nettement à devenir une impasse phylogénétique comme la section *Empedoclea* dont elle est la parfaite homologue. En effet, son pollen montre très nettement une tendance curieuse à transformer radicalement son équateur au stade de microspores libres (p. 5). Cette transformation vraisemblablement unique parmi les Dicotylédones confère à cette section une position particulièrement isolée dans le genre *Sideritis.* A cet indice évolutif on peut mettre en parallèle la différenciation très poussée de la bractée de cette section. En effet, cette bractée, si elle est embrassante comme celle de la section *Empedoclea,* paraît avoir une différenciation beaucoup plus poussée étant donné qu'elle diffère de la feuille beaucoup plus que ne le fait celle de la section *Empedoclea.*

La discontinuité du territoire de cette lignée phylogénique occidentale permet également de comprendre la présence exclusive, aux îles Canaries-Madère, des deux sections *Empedocleopsis* et *Marrubiastrum.* La deuxième section est sans doute une section particulière, surtout en ce qui concerne sa bractée. Cependant, c'est la première qui retient ici notre attention. Cette section, au premier abord, rappelle inévitablement la section *Empedoclea,* ce qui explique pourquoi *S. gomeraea* et *S. nutans* ont été classées dans cette dernière. Si l'on admettait ce classement qui n'est pas totalement dépourvu de fondement, l'aire géographique de la section *Empedoclea* (qui est essentiellement est-méditerranéenne) couvrirait alors presque tout le territoire du genre, s'étendant ainsi de l'Asie mineure aux îles Canaries-Madère. (Une telle aire géographique est-elle concevable pour une section « jeune » ?) Dans ce cas on expliquerait que la divergence de la fleur de ces deux espèces vis-à-vis des espèces authentiques de la section *Empedoclea* serait due probablement à la position extrême de leur foyer d'origine (= île Gomera) par rapport à l'aire géographique ainsi délimitée de la section.

Cependant, en réalité *S. gomeraea* et *S. nutans* n'appartiennent pas à la section *Empedoclea*. Leur fleur, leur position géographique et surtout leur pollen le prouvent clairement. Ainsi la différenciation d'espèces à la bractée entière et embrassante — semblable en tous points à la bractée de la section *Empedoclea* — dans l'île Gomera est certainement la manifestation d'une évolution parallèle. Par conséquent, cette bractée ne peut pas constituer un indice rassurant, encore moins une preuve, en faveur d'une existence réelle d'affinité étroite entre la section *Empedocleopsis* et la section *Empedoclea*. Et, du même coup, on voit combien est sûr le critère d'affinité que représente le pollen dans ce cas.



Le cas de la différenciation du genre *Sideritis* est un cas exceptionnel. Ses six groupes taxonomiques, qui ont dans notre système des rangs de sections, sont curieusement homogènes, à plusieurs points de vue [1] : morphologie macroscopique, morphologie pollinique, durée de la vie (plantes annuelles, plantes vivaces), répartition géographique, etc. Ils sont donc des groupes naturels. C'est cette homogénéité particulière qui nous a amené à croire que les espèces qui n'ont pu être étudiées faute d'un matériel authentique (le cas par exemple de *S. cabrerae*) doivent avoir un même pollen que celles qui appartiennent aux mêmes sections qu'elles.

Cette homogénéité est d'autant plus frappante que, malgré une différenciation morphologique très poussée — quelque 130 espèces, 6 sections — aucune de ces espèces ne trouve à l'heure actuelle une classification non satisfaisante, et aucune de ces sections n'a une démarcation qui laisse à désirer.

Pour un palynotaxonomiste cette homogénéité est encore plus curieuse. En effet, en dépit d'une différenciation palynomorphologique poussée — trois types de pollen parfaitement distincts — aucune section taxonomique n'a plus d'un type de pollen. Une section si nombreuse en espèces et si diversifiée en foyers d'origine, mais gardant pourtant un même type de pollen qui est de surcroît hautement dérivé, comme la section *Empedoclea*, est tout simplement étonnante. (Dans une section taxonomique nombreuse en espèces, un type de pollen dérivé a beaucoup de chances de n'être pas le seul type de pollen dans cette section.) Le genre *Sideritis* est donc à l'antipode de plusieurs autres genres où certains groupes infragénériques naturels possèdent plus d'un type de pollen. Le genre *Anemone* (Huynh, 1970*a* : les sections *Rivularidium* et *Pulsatilloides*, et surtout la série *Oriba*), le genre *Hepatica* (Huynh, *id. op.* : la série *Angulosa*), le genre *Pulsatilla* (Huynh, 1969*b* : la section *Preonanthus* et la sous-section *Albanae*), le genre *Tropaeolum* (Huynh, 1968*c* : la section *Serrato-ciliata*), le genre *Oxalis* (Huynh, 1969*a* : les sections *Thamnoxys* et *Sagittatae*), le genre *Utricularia* (Huynh, 1968*b* : la section *Orchidioides*), etc. sont typiques sous ce rapport. On peut vraisemblablement expliquer le cas exceptionnel du genre *Sideritis* par le fait que ce genre relève d'une famille considérée plus ou moins comme « jeune » : le processus de différenciation morphologique n'aurait pas encore eu le temps d'affecter les caractères microscopiques — dont le pollen — à l'intérieur de chacun de ses groupes taxonomiques.

1. Excepté les nombre de base de chromosomes (voir par exemple J. Gomez Garcia, 1970. *C. r. Acad. Sci., Paris*, 270 : 3044-3046).

Là-dessus se pose inévitablement le problème de la fragmentation du genre *Sideritis* en des genres distincts. En effet, étant donné que dans la famille « jeune » des Labiées les genres naturels présentent invariablement chacun un seul type de pollen, le fait que chez le genre *Sideritis* chacune des sections taxonomiques (qui sont d'ailleurs très bien délimitées les unes par rapport aux autres) montre aussi un seul type de pollen n'indique-t-il pas que ces sections seraient en réalité des genres séparés ? A ce point de vue, la section *Empedoclea* a certainement une très haute valeur significative. C'est le seul groupe taxonomique, dans la famille des Labiées, qui possède uniformément et régulièrement, le pollen 6-pantocolpé.

Il est certain que considérer un groupe taxonomique naturel comme un sous-groupe d'un genre donné, ou comme un genre distinct mais proche de ce dernier, demeure toujours une question d'opinion. Certes, les six sections du genre *Sideritis* n'ont pas uniformément le même degré de différenciation. Ainsi, si les sections *Sideritis*, *Empedoclea* et *Marrubiastrum* apparaissent comme des groupes majeurs, la section *Empedocleopsis* semble devoir être incluse dans la section *Empedoclea* où elle formerait alors un sous-groupe, l'autre sous-groupe étant l'authentique groupe *Empedoclea* lui-même. De même, les sections *Hesiodia* et *Burgsdorffia* semblent devoir constituer un seul groupe majeur, correspondant à la section *Hesiodia* non modifiée de Bentham (1848). En somme, sur le plan de la morphologie macroscopique, si le genre *Sideritis* devait être fragmenté en de petits genres ayant des degrés de différenciation plus ou moins équivalents, c'est le schéma de subdivision de Bentham qui devrait être adopté. Cependant, pour arriver à des genres vraiment naturels, les petits groupes *Hesiodia*, *Burgsdorffia* et *Empedocleopsis* devraient alors être considérés également comme des genres distincts.

A ce point de vue, il est peut-être utile de relever ici une contradiction frappante dans le processus évolutif, considéré dans son ensemble, de l'actuel genre *Sideritis*. La fleur de ce genre montre, en effet, une évolution progressive en allant de la section *Hesiodia* à la section *Marrubiastrum*, en passant progressivement par les sections *Burgsdorffia*, *Sideritis*, *Empedoclea* et *Empedocleopsis*. Son appareil végétatif laisse voir, par contre, un processus totalement opposé : on progresse ainsi de la section *Marrubiastrum* (port frutescent) aux sections *Empedocleopsis*, *Empedoclea* et *Sideritis* (port suffrutescent), puis aux sections *Burgsdorffia* et *Hesiodia* (port herbacé, plantes annuelles). Certes, l'évolution n'affecte pas tous les caractères d'un groupe taxonomique naturel en même temps et à un même degré. Il en résulte un certain décalage, d'ailleurs compréhensible, entre les degrés d'évolution qu'ils présentent respectivement à un moment donné de l'existence de ce groupe. Cependant, étant donné que le genre, qui est l'unité taxonomique la plus importante, doit être conçu comme un groupe naturel et par conséquent homogène (grosso modo), il paraît difficile d'admettre, dans l'état actuel de la science taxonomique, une contradiction analogue à celle qui vient d'être signalée chez l'actuel genre *Sideritis*, entre le processus évolutif de son appareil reproducteur et celui de son appareil végétatif. Cette contradiction ne disparaît qu'avec la séparation totale et définitive des six groupes taxonomiques qui forment actuellement ce genre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bentham, G., 1848. — Labiatae. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis (de Candolle). Pars 12. Paris.

Boissier, E., 1879. — Flora orientalis. Vol. 4. Genève.

Bolle, C., 1860. — Addenda ad Floram Atlantidis, praecipue insularum Canariensium Gorgadumque. *Bonplandia*, **8** : 279-287.

Bornmüller, J., 1900. — Ein neuer, bisher verkannter Bürger der europäischen Flora. *Oesterr. bot. Zeitschr.* : 1-5.

— 1902. — Ueber die weitere Verbreitung von *Sideritis curvidens* Stapf. *Mitt. Thür. Bot. Vereins*, ser. nov., **16** : 122-123.

— 1923. — Zur Gattung *Sideritis* (Leucophaë) der Flora Makaronesiens. *Feddes Repert.*, **19** : 271-281.

— 1932. — Neue und kritische *Sideritis*-Arten (Sectio Empedoclea) der vorderasiatischen Flora. *Magyar bot. Lap.*, **31** : 127-143.

Brewbaker, J. L., 1967. — The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. *Amer. J. Bot.*, **54** : 1069-1083.

Briquet, J., 1895. — Labiatae. Die natürlichen Pflanzenfamilien (A. Engler & K. Prantl), IV, 3a. Leipzig.

— 1898. — Observations sur quelques Labiées intéressantes ou nouvelles principalement de l'Herbier Delessert. *Ann. Cons. Jard. bot. Genève*, **2** : 102-251.

Ceballos, L., et F. Ortuño, 1947. — Notas sobre Flora Canariense. *Inst. forest. Invest. Exper.*, nº 33.

Davis, P. H., 1949. — Additamenta ad Floram Anatoliae, I. *Kew Bull.* : 393-426.

— 1951. — Additamenta ad Floram Anatoliae, II. *Id.* : 63-121.

Doumergue, F., 1918. — Sur quelques plantes rares, nouvelles ou peu connues du département d'Oran. *Bull. trimestr. Soc. Géogr. Arch. Oran*, **38** : 175-194.

El-Gazzar, A., et L. Watson, 1968. — Labiatae : Taxonomy and susceptibility to *Puccinia menthae* Pers. *New Phytologist*, **67** : 739-743.

Emberger, L., et R. Maire, 1941. — Catalogue des plantes du Maroc. Vol. 4. Alger.

Emboden, W. A., 1964. — Pollen morphology of the genus *Salvia*, section Audibertia. *Pollen et Spores*, **6** : 527-536.

Erdtman, G., 1952. — Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms. Stockholm & Waltham, Mass.

Font Quer, P., 1930. — De Flora occidentale adnotationes. *Cavanillesia*, **3** : 57-62.

Halacsy, E., 1902. — Conspectus Florae Graecae. Vol. 2. Leipzig.

Henderson, D. M., H. Prentice et I. C. Hedge, 1968. — Pollen morphology of *Salvia* and some related genera. *Grana palynol.*, **8** : 70-82.

Huynh, K.-L., 1968*a*. — Étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. *Bull. Soc. bot. suisse*, **78** : 151-191.

— 1968*b*. — Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. *Pollen et Spores*, **10** : 11-55.

— 1968*c*. — Morphologie du pollen des Tropaeolacées et des Balsaminacées. *Grana palynol.*, **8** : 88-184 et 277-516.

— 1969*a*. — Étude du pollen des Oxalidaceae. *Bot. Jb.*, **89** : 272-334.

— 1969*b*. — Le pollen et la systématique du genre *Pulsatilla*. *Id.* : 584-607.

— 1969*c*. — Étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. II. Variation dans le nombre d'apertures. *Bull. Soc. bot. suisse*, **79** : 354-364.

— 1970*a*. — Le pollen du genre *Anemone* et du genre *Hepatica* (Ranunculaceae) et leur taxonomie. *Pollen et Spores*, **12** (*sous presse*).

— 1970*b*. — Le pollen et la systématique chez le genre *Lysimachia* (Primulaceae), I. *Candollea*, **25** (*sous presse*).

— 1971. — Le pollen et la systématique chez le genre *Lysimachia* (Primulaceae), II. *Id.*, **26** (*sous presse*).

Leitner, J., 1942. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der Labiatae. *Oesterr. bot. Zeitschr.*, **91** : 29-40.

Lems, K., 1960. — Floristic botany of the Canary Islands. *Sarracenia*, **5** : 1-94.

Lid, J., 1967. — Contributions to the flora of the Canary Islands. *Skrift. Norske Vid.-Akad. Oslo, Mat.-Nat.*, ser. nov., **23** : 1-212.

Linné, C., 1800. — Species plantarum. 2e édit. (C. L. Willdenow), Berlin, tome 3.

Pitard, J., et L. Proust, 1908. — Les Iles Canaries — Flore de l'Archipel. Paris.

Post, G. E., 1893. — Plantae Postianae, fasc. 4. *Bull. Herb. Boissier*, **1** : 15-32.

— 1896. — Flora of Syria, Palestine, and Sinaï. Beyrouth.

Risch, C., 1940. — Die Pollenkörner der in Deutschland vorkommenden Labiaten. *Verhandl. Bot. Vereins Brand.*, **80** : 21-36.

— 1956. — Die Pollenkörner der Labiaten. *Willdenowia*, **1** : 617-641.

Sennen, Frère, 1911. — Plantes d'Espagne : notes et diagnoses. *Bull. Géogr. bot.*, **21** : 101-138.

Sorsa, P., 1966. — Pollen morphological studies in the genus *Thymus* L. (Labiatae). *Ann. bot. Fenn.*, **3** : 140-146.

Stafleu, F. A., 1967. — Taxonomic literature. Utrecht.

Stainier, F., D. Huard et F. Bronckers, 1967. — Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. *Pollen et Spores*, **9** : 367-370.

Sventenius, E. R., 1960. — Additamentum ad Floram Canariensem (Inst. Nac. Inv. Agron., Madrid). Madrid.

Takhtajan, A., 1959. — Die Evolution der Angiospermen. Jena.

Tournefort, J. P., 1719. — Institutiones rei herbariae, 3e édit. (A. de Jussieu). Paris.

Waterman, A. H., 1960. — Pollen grain studies of the Labiatae of Michigan. *Webbia*, **15** : 399-415.

Willkomm, M., et J. Lange, 1870. — Prodromus Florae Hispanicae. Vol. 2. Stuttgart.

Wunderlich, R., 1967. — Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. *Oesterr. bot. Zeitschr.*, **114** : 383-483.

Liste des taxa

Acrotome Bth.
Empedoclia Raf.
Leucophae Webb
dasygnaphala Webb
soluta Webb
stricta Webb
Marrubium L.
Sideritis L.
sect. Burgsdorffia (Moench) Briq.
sect. Empedoclea (Raf.) Bth.
sect. Empedocleopsis Huynh sect. nov.
sect. Sideritis
sect. Hesiodia (Moench) Bth.
sect. Marrubiastrum (Moench) Bth.
aculeta (Bubani) Font Quer
ambigua Fenzl
angustifolia Lmk.
angustini Senn. & Pau
arborescens Salzm.
argosphacelus (Webb) Bornm.
argyrea Davis
armeniaca Bornm.
balansae Boiss.
bilgeriana Davis
bourgaei Boiss. mss.
brevibracteata Davis
brevidens Davis
briquetiana Font Quer & Pau
cabrerae Ceb. & Ort.
canariensis L.
candicans Ait.
catalaunica Senn. & Pau
cavanillesii Lag.
chlorostegia Juz.
cilicica Boiss. & Bal.
condensata Boiss. & Heldr.
condensata Boiss. & Heldr. var. subremota Davis
congesta Davis & Hub.-Mor.
cossoniana Ball.
cretica Boiss.
curvidens Stapf
cypria Post
dasygnaphala (Webb)...
endressii Willk.
erythrantha Boiss. & Heldr.
euboea Heldr.
funkiana Willk.
galatica Bornm.
germanicopolitana Bornm.
germanicopolitana Bornm. ssp. viridis (Hausskn.) Bornm.
glacialis Boiss.
glandulifera Post
glauca Cav.
gomeraea Bolle
gracilis Barbey
grandiflora Salzm.
guyoniana Boiss. et Reut.
hirsuta L.
hispida Davis
hololeuca Boiss. & Heldr.
hyssopifolia L.
ilicifolia Willd.
ilorcitana Senn.
incana L.
kurdica Bornm.
lacaitae Font Quer
lagascana Willk.
lanata L.
lasiantha Pers.
leptoclada Schwarz & Davis
leucantha Cav.
libanotica Labill.
libanotica Labill. ssp. linearis (Bth.) Bornm.
libanotica Labill. ssp. violascens (Davis) Davis
linearifolia Lag.
lurida Gay
lycia Boiss. & Heldr.
macrostachys Poir.
maireana Font Quer
marcellii Elias & Senn.
mariae Senn.
marschalliana Juz.
massoniana Bth.
montana L.
montana L. var. comosa Boiss.
montana L. var. cryptantha Boiss.
montana L. var. montana.
montana L. var. villosa Freyn
nusairiensis Post
nutans Svent.
ochroleuca De Noé

ovata Cav.
perfoliata L.
peyeri Timb.
pungens Bth.
purpurea Talb.
remota Urv.
romana L.
scardica Griseb.
scordioides L.
sicula Ucria
sipylea Boiss.
soluta (Webb)...
spinosa Lmk.
stachyoides Willk.
stricta Boiss. & Heldr.
stricta (Webb)...
subatlantica Doum.
syriaca L.
taurica M. B.
theezans Boiss. & Heldr.
trojana Bornm.
villosa Coss.
violascens Davis
Thuspeinanta Dur.

Manuscrit déposé le 18 janvier 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 45, mai-juin 1972,
Botanique 1 : 1-28.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE
2 564 002 5